

Univerzita Karlova

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



Petr Martin Mamula

Vliv abiotických stresových faktorů na stav smrkových porostů v Evropě - využití dálkového průzkumu Země.

Abiotic stress response of european Norway spruce forests - remote sensing application.

Bakalářská práce

Školitel: Mgr. Zuzana Lhotáková, Ph.D.

Konzultant: prof. RNDr. Jana Albrechtová, Ph.D.

Praha, 2019

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval samostatně a že jsem uvedl všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 9.5.2019

Podpis

Poděkování:

Tímto bych rád poděkoval za pomoc školitelce práce paní Mgr. Zuzaně Lhotákové, Ph.D., za pevné nervy se školením spojené, poskytnutí studijních materiálů a udílení užitečných rad. Dále bych pak rád poděkoval paní prof. RNDr. Janě Albrechtové, Ph.D. za konzultování práce a poskytnutí studijního stádního materiálu. V neposlední řadě pak patří poděkování rodině a přátelům, zejména Bc. Alexandře Polonyiové, kteří mě v práci podporovali.

Abstrakt:

Cílem práce je literární rešerše shrnující současný fyziologický stav porostů smrku ztepilého (*Picea abies* (L.) Karst.) v Evropě v souvislosti s negativním vlivem abiotických stresových faktorů. Historický vývoj těchto abiotických stresových faktorů je důležitý pro pochopení jejich negativního vlivu v souvislostech s dnešními podmínkami a jejich budoucím vývojem ve vztahu ke smrku. Důraz je kladen na aktuálně probíhající klimatickou změnu, vysokou teplotu, sucho, atmosférické znečištění a acidifikaci půdy.

Druhým cílem práce je představit, jak se pro hodnocení fyziologického stavu smrkových (či lesních porostů vůbec) využívá optických vlastností vegetace v kombinaci s technikami dálkového průzkumu Země. Dálkový průzkum Země využívá multispektrální a hyperspektrální snímkování vegetace využívající specifické absorpce elektromagnetického záření jednotlivými strukturami a biochemickými komponenty listoví. Toto snímkování se provádí senzory umístěnými na družicích nebo na letadlech, které měří záření odražené od zemského povrchu. Po zpracování spektrálních dat je pak možné vytvořit tematické mapy ukazující např. fyziologický stav vegetace.

Řešení bakalářské práce je navázáno na řešení projektu GA ČR 17-05743S, 2017-2019, s názvem „Nový spektrální pohled na biogeochemii malých lesních povodí“.

Klíčová slova:

Smrk ztepilý, optické vlastnosti listu, acidifikace, vzdušné znečištění, dálkový průzkum Země, zdravotní stav lesa.

Abstract:

The aim of this thesis is a literature review summarizing the current physiological state of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) stands in Europe focusing on the negative effects of abiotic stress factors. The historical development of these abiotic stress factors is important for understanding their negative influence in relation to today's conditions and their future development in relation to spruce. Emphasis will be given on the current climate change, high temperature, drought, atmospheric pollution and soil acidification.

The second aim of the present Bachelor thesis is to introduce how the vegetation optical properties in combination with remote sensing techniques are used to evaluate the physiological state of spruce (or forest stands in general). Remote sensing uses multispectral and hyperspectral vegetation imaging using specific absorption of electromagnetic radiation by individual structures and biochemical compounds. Spectral imaging is acquired by air- or spaceborn sensors that record the absorption of radiation reflected from the Earth surface. After processing spectral data, it is then possible to create thematic maps showing the physiological state of vegetation.

The Bachelor thesis is linked to the research project GA ČR 17-05743S, 2017-2019, titled "New spectral insight into biogeochemistry of small forested watersheds".

Key words:

Norway spruce, leaf optical properties, soil acidification, air pollution, remote sensing, forest health status.

Obsah

1. Úvod.....	1
2. Smrk ztepilý.....	2
2.1. Základní charakteristika.....	2
2.2. Rozšíření smrku ztepilého v Evropě.....	3
2.2.1. Vliv doby ledové na vegetaci smrku ztepilého.....	3
2.2.2. Migrace smrku ztepilého po konci doby ledové.....	4
2.2.3. Přirozené rozšíření smrku ztepilého v Evropě.....	4
2.2.4. Smrkové monokultury.....	5
3. Abiotické faktory	6
3.1. Globální změna klimatu.....	6
3.1.1. Oxid uhličitý v atmosféře.....	7
3.2. Rostoucí teplota a její vliv na fyziologický stav smrku ztepilého.	8
3.3. Vliv sucha na fyziologický stav smrku ztepilého.....	10
3.4. Atmosférické znečištění.....	14
3.4.1. Vliv zvýšené koncentrace SO ₂ na fyziologický stav smrku ztepilého	15
3.4.2. Vliv zvýšené koncentrace NO _x fyziologický stav smrku ztepilého	16
3.5. Acidifikace půdy a její vliv na smrk ztepilý	17
4. Dálkový průzkum Země a jeho využití pro hodnocení fyziologického stavu smrku ztepilého	18
4.1. Multispektrální a hyperspektrální metoda snímání.....	20
4.2. Využití dálkového průzkumu pro sledování fyziologického stavu smrku v ČR	21
5. Závěr	22
6. Použitá literatura a internetové zdroje.....	24
6.1. Literatura.....	24
6.2. Sekundární citace	28
6.3. Internetové zdroje.....	28

1. Úvod

Smrk ztepilý (*Picea abies*) je ekonomicky významná a v průmyslu využívaná dřevina s kvalitním dřevem. Na území Evropy jsou proto vysazovány rozsáhlé monokulturní smrkové lesy pro produkci tohoto dřeva, které především ve střední Evropě nahradily a nahrazují přirozené lesy smíšené. Problém monokultur smrku je, že často jsou monokultury smrku vysazovány mimo jeho přirozený areál rozšíření a jsou tak vystaveny působení suboptimálních stresových faktorů navíc k faktorům probíhající klimatické změny jako je například sucho, vysoká teplota nebo znečištění atmosféry. V této práci jsou shrnuty nejzásadnější abiotické faktory, které negativně ovlivňují fyziologický stav smrku na území Evropy. Jedna z metod monitorování fyziologického stavu smrku je dálkový průzkum Země, který je založen na principu optických vlastností jehlic smrku.

Cílem práce je literární rešerše shrnující základní charakteristiku smrku ztepilého a jeho rozšíření v Evropě a následná charakterizace abiotických faktorů a jejich vliv na fyziologický stav smrku jakožto stresové faktory, jako je například vysoká teplota nebo atmosférické znečištění. V poslední části je uvedena základní charakteristika a popis metod dálkového průzkumu Země a jeho využití pro monitoring zdravotního stavu smrku a ukázka praktického využití v oblasti Krušných hor, kde byl smrk velmi silně postižen vysokou koncentrací polutantů v atmosféře v druhé polovině dvacátého století.

2. Smrk ztepilý

2.1. Základní charakteristika

Smrk ztepilý (*Picea abies*) je stálezelený jehličnatý strom z čeledi borovicovité (*Pinaceae*). Kořenový systém smrku je mělký, bez hlavního kořene. Jeho kmen je rovný s pravidelným přeslenitým větvením, dorůstá až 50 m do výšky a až 1,5 m do šířky kmene. Borka smrku je v mládí světle hnědá a hladká, s věkem se barva borky mění na šedohnědou až červenohnědou. Jehlice, rostoucí na větvích, jsou čtyřhranné se zašpičatělým koncem, dorůstají 10-20 mm do délky a jsou široké 1 mm. Smrk patří mezi nahosemenné (*Pinophyta*), tudíž jeho generativní orgány jsou šištice. Samčí šištice je drobná, po rozkvetu žlutá, poté je červená. Samičí šištice jsou zelené nebo červené a rostou vzpřímeně. Plodem je nerozpadavá šiška, je hnědá, 10-16 cm dlouhá a převisle visící. Šiška opadáva ze smrku až druhým rokem. Semeno z šišky má snadno oddělitelné blanité křídlo, je vejcovitého tvaru a má tmavohnědou barvu (Schmidt-Vogt, 1977).

Smrk ztepilý je světlomilná dřevina, ovšem v juvenilním stádiu velmi dobře snáší zástín. Díky této vlastnosti dobře proniká do porostů jiných dřevin, kde pak postupně zaujímá jejich místo a stává se dominantní. Nároky smrku ztepilého na půdní vlhkost a dostupnost vody jsou vysoké, dobře proto snáší nadbytek vody, jako je například v horských oblastech bažin či rašelinišť. Z tohoto nároku plyne jeho náchylnost k působení vysokých teplot, kdy klesá relativní vlhkost vzduchu a taky dostupná voda v půdě. Vzhledem k svému mělkému kořenovému systému, může smrk vyklíčit a růst bez větších obtíží i v poměrně mělkých půdách jako jsou například skalní plochy nebo okraje lesa. Nicméně tento fakt vede k dalšímu problému pro smrk, a to je silný vítr. Při poryvech silného větru může snadno dojít k vyvrácení stromu. Velkou citlivost vykazuje smrk na emise, především SO_2 a NO_x , kdy dochází uhynutí velkého množství jedinců.

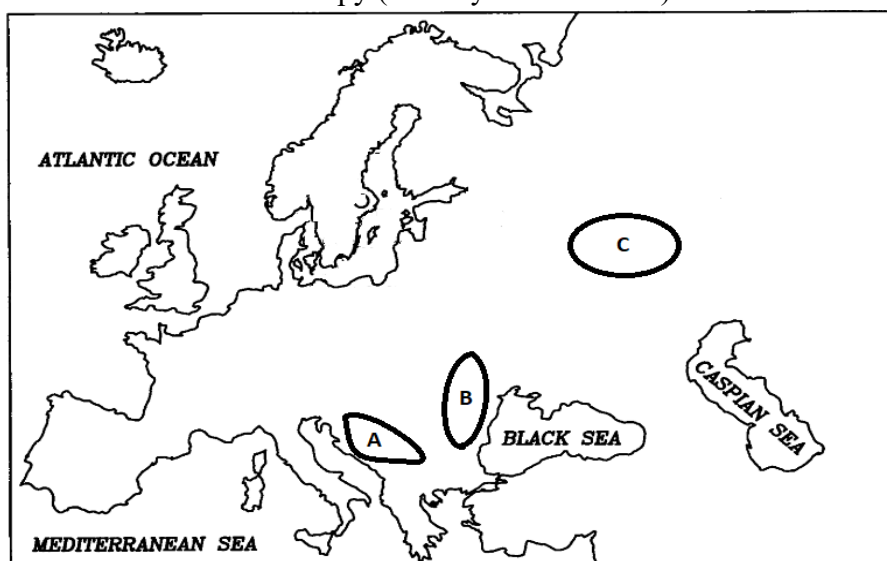
Jedním z hlavních produktů dřevin obecně je dřevo. Smrk ztepilý je pro svojí relativní rychlou růstovou rychlost ročního přírůstku dřeva a jeho kvality velmi vhodný. Využití dřeva ze smrku ztepilého lze najít v mnoha profesích jako je truhlářství, papírnictví, stavitelství či hudební průmysl.

2.2. Rozšíření smrku ztepilého v Evropě.

Smrk ztepilý je v dnešní době běžnou dřevinou jehličnatých a smíšených lesů Evropy. Díky svým dobrým fyzikálně-chemickým vlastnostem dřeva je smrk vysazován v rozsáhlých monokulturách. Jeho přirozené rozšíření bylo v historii ovlivněno poslední dobou ledovou.

2.2.1. Vliv doby ledové na vegetaci smrku ztepilého.

Posledním obdobím glaciálu se odehrálo na konci kvartéru, tedy před 22 000 – 19 000 lety (Yokoyama et al., 2000). Doby ledové měly za následek velké změny, co se do složení fauny a flory týče. V obdobích glaciálů, kdy teploty klesaly, docházelo vymírání či migraci teplomilných druhů směrem od severu Evropy k jihu. V období interglaciálů docházelo k opačnému jevu, kdy se teplomilné druhy rozšiřovali zpět z refugií do vnitrozemí a severní části Evropy. Během tohoto období byla pro chladnomilné rostliny zásadní refugia, která jim umožňovala přežít teplé období doby ledové (Bennett et al., 2006). V rámci refugií lze jmenovat tři stěžejní oblasti, kam docházelo k migraci teplomilných druhů. Byly to oblasti Pyrenejského, Apeninského a Balkánského poloostrova. Odtud pak v interglaciálních obdobích docházelo zpět k rozšiřování druhů na znovu zpřístupněná stanoviště (Taberlet et al., 2008). Smrk ztepilý, jakožto studenomilný zástupce flory, potřeboval refugia v období interglaciálu s chladnějšími podmínkami. Tato refugia se nacházela v Dinárských horách, v Karpatech a v okolí Moskvy (Obrázek 1). Odtud se s koncem doby ledové a ustupujícím ledovcem rozšířil do Evropy (Huntley & Birks 1983).



Obrázek 1 Hlavní oblasti refugií smrku ztepilého – A- Dinárské hory, B- Karpaty, C- okolí Moskvy. Přepočováno dle (Lagercrantz & Ryman, 2006; Lehsten et al., 2014).

2.2.2. Migrace smrku ztepilého po konci doby ledové

Konec posledního velkého zalednění vedl, mimo jiné, především k ústupu pevninského ledovce. Ústup tohoto ledového masivu a změna podnebí umožnila druhům migraci zpět do oblasti Evropy. Smrk ztepilý, který přežil riziko extinkce v refugiích (Obrázek 1), nebyl výjimkou (Huntley & Birks 1983).

Migrace do severní části Evropy probíhala tedy z refugia v oblasti Moskvy. První část severní migrace probíhala dvěma směry. První směr směřoval od refugia do oblasti Finska. Druhý směr byl více západní směrem k Baltským státům. Do zbytku Skandinávie migroval smrk kolem Botnického zálivu, a následně směrem na jih (Lehsten et al., 2014).

Migrace smrku směrem do střední Evropy probíhala současně ze zbylých dvou refugií. Z Dinárských hor postupoval smrk směrem k Alpám, které hojně osídlil. Z oblasti Alp expandoval dále, a to do oblasti Českého masivu. Zde se setkal s populací, která expandovala z Karpatského refugia. Expanze smrku z Karpat směřovala zejména na sever. V Polsku tedy došlo k setkání dvou populací smrku, severní z Moskevského refugia a populací z jižních refugií (Tollefsrud et al., 2008).

2.2.3. Přirozené rozšíření smrku ztepilého v Evropě

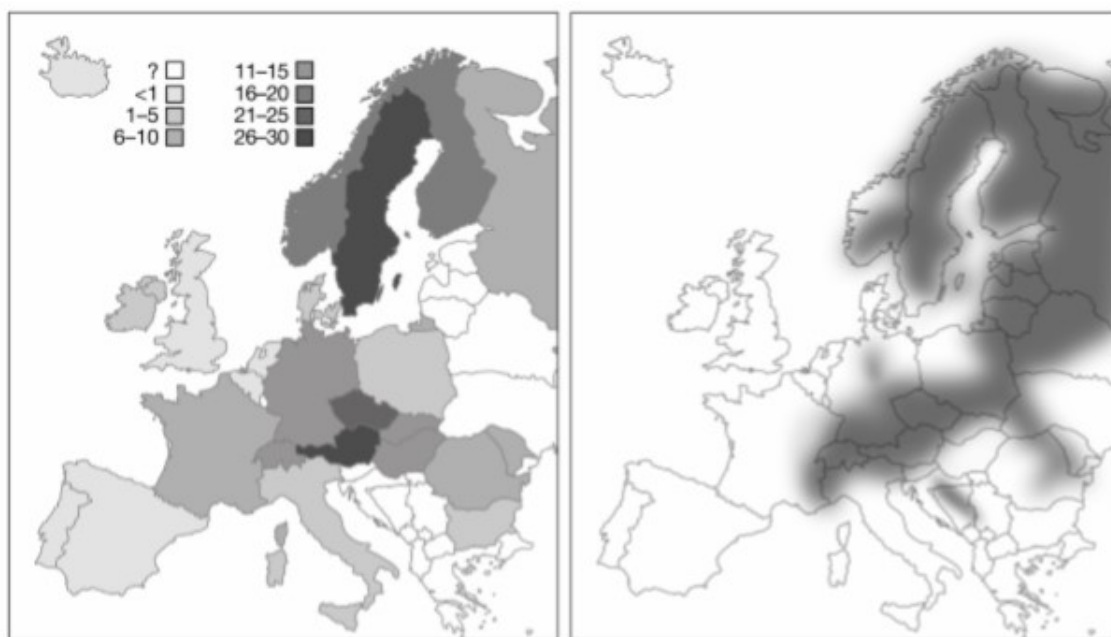
Smrk ztepilý má velmi široký přirozený areál svého výskytu, který je v rozmezí 41°-70° s.š. až 5°-55° v.d. (Oleksyn et al., 1998). V Evropě můžeme, na základě expanze z refugií, rozdělit oblasti výskytu smrku na dvě podjednotky. Severoevropský areál, který vznikl expanzí z Moskevského refugia a Středoevropsko-balkánský areál, který vznikl z jižních refugií. Tyto dva areály se liší charakterem smrkových porostů. Severoevropský areál, skládající se z oblasti Skandinávie po Ural, se vyznačuje porosty v nižších nadmořských výškách. Středoevropsko-balkánský areál je typický s porosty ve vyšších nadmořských výškách (Musil & Hemerník, 2007). Tento rozdíl souvisí se zeměpisnou polohou, a tedy s délkou vegetačního období. V severních oblastech je vegetační období kratší a smrkové porosty nedosahují do tak vysoké nadmořské výšky. Směrem k jihu a s prodlužující se vegetační dobou se tato výšková hranice zvedá, a smrky jsou tak ve vyšších polohách (Oleksyn et al., 1998).

Největší zastoupení má smrk ve Švédsku a Rakousku, kde smrk roste na více než 25 % celého území. V dalších zemích jako je Finsko, Norsko, Česká republika a Slovensko, nalezneme smrk na 15-25 % území. Ve Švýcarsku a Německu roste smrk na 10-15 % území. Většina tohoto území je v rámci přirozených podmínek pro růst smrku ztepilého (Spiecker 2000).

2.2.4. Smrkové monokultury

Smrk ztepilý je v Evropě velmi rozšířený. Jeho ekonomický význam je nezanedbatelný díky velmi dobrým vlastnostem dřeva a relativně rychlému růstu. Z tohoto důvodu vznikají monokulturní lesy s touto dřevinou i mimo areály, které jsou právě pro smrk ztepilý přirozené.

Výsadba smrku mimo jeho přirozený areál je především směrem na západ do zemí Beneluxu, kde tvoří více než poloviční zastoupení lesů, které pokrývají přibližně 10 % území. Následně pokrývá větší část Francie, Velké Británie a Irska (Obrázek 2) (Spiecker 2000).



Obrázek 2 Mapa na levé straně ukazuje % územní zastoupení smrku ztepilého v jednotlivých zemích Evropy. Mapa na pravé straně vyznačuje přirozený areál smrku. Na první pohled je vidět, že aktuální zastoupení smrku je rozsáhlejší, než jsou jeho přirozené hranice. Převzato od (Spiecker 2000).

Tyto monokultury smrku ztepilého se poslední dobou potýkají s řadou problémů a kritikou. Jakožto monokultury omezují přirozenou biodiverzitu prostředí, jsou náchylné vůči chorobám, škůdcům a parazitům. Problém klimatických změn, lidské průmyslové činnosti a dalších prvků prostředí ovlivňují životaschopnost těchto dřevin. V další části své bakalářské práce se budu právě těmito abiotickými vlivy na smrk ztepilý zabývat.

3. Abiotické faktory

Abiotické, stresové faktory prostředí, jako jsou teplotní výkyvy, vlny veder, sucho, vyšší nadmořská výška zvýšení koncentrace polutantů v atmosféře nebo acidifikace půdy, působí jako stresové faktory pro rostliny. V následujících kapitolách se budu zabývat právě těmito stresovými faktory a jejich vlivem na fyziologické funkce smrku ztepilého.

Fyziologický či také zdravotní stav stromů je vyhodnocován na základě poškození a přítomnosti faktorů poškození způsobujících. Tyto faktory jsou definovány v Mezinárodním kooperativním programu sledování a vyhodnocování vlivu znečištění ovzduší na lesy jako „jakýkoliv příznak na stromě, který je výsledkem negativního působení vnějšího faktoru, a o jehož působení také vypovídá (například defoliace nebo barevné změny jehlic)“ (Eichhorn et al., 2010). Pokud tedy dochází ke změně fyziologického stavu stromu, je potřeba nalézt její příčinu, která může být důsledkem i několika stresových faktorů a pro nápravu fyziologického stavu do původního stavu ji odstranit. Indikátor naznačující špatný fyziologický stav smrku může být například nízký obsah chlorofylu v jehlicích, žloutnutí jehlic nebo změna struktury vosků na nich (Albrechtová et al., 2017; Eichhorn et al., 2010).

3.1. Globální změna klimatu

Otázka ohledně globální změny klimatu, nebo také globálního oteplování, je velmi diskutované téma neboť zvyšování průměrné teploty je jedním z hlavních průvodních jevů probíhající klimatické změny. Globální změna klimatu je velmi komplexní probíhající změna, jejíž některé dílčí faktory, například růst koncentrace CO₂ v atmosféře, jsou potřeba pro účel práce charakterizovat. Předmětem této práce není rozhodnout, zda je či není původce tohoto problému člověk, nebo jestli se jedná o přirozený přírodní proces. V této práci budu vycházet z předpokladu antropogenního původu současné změny klimatu.

Globální změna klimatu ovlivňuje velké množství přirozených globálních biogeochemických cyklů prvků a látek Země. Růstem lidské populace se mění taky její spotřeba materiálů, potravin a způsobu využití krajiny. S tím roste potřeba a využívání průmyslu, který svojí aktivitou produkuje množství odpadu a skleníkových plynů (Vitousek, 1994).

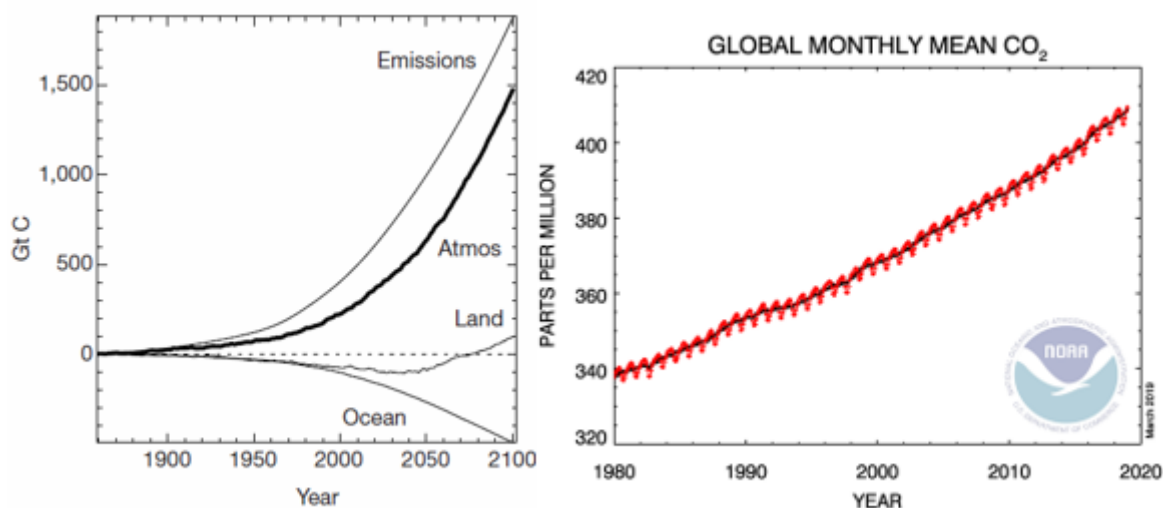
3.1.1. Oxid uhličitý v atmosféře

Uhlík se v atmosféře Země běžně vyskytuje ve formě CO₂ (v koncentracích nyní přes 400 ppm) anebo metanu (v koncentracích nižších), které patří mezi silné skleníkové plyny. Cyklus uhlíku v prostředí probíhá ve dvou základních částech – pevnina-atmosféra a oceán-atmosféra. Atmosféra zde tedy plní hlavně funkci zásobníku uhlíku, který propojuje terestrický a oceánský cyklus uhlíku v globálním ekosystému (Post et al., 1990).

Terestrický cyklus je založený na zachytávání uhlíku z atmosféry suchozemskými autotrofními organismy, tedy zejména rostlinami. Tyto organismy uhlík zabudovávají do svých pletiv v procesu fotosyntézy. Takto uložený uhlík zůstane v rostlině vázaný až do jejího úhynu nebo opadu senescentních orgánů. Potom se pletiva s vázaným uhlíkem dostanou do fáze rozkladu. V této fázi dochází rozkladnou aktivitou mikroorganismů opět k uvolňování uhlíku do atmosféry. Bez zahrnutí antropogenní činnosti, je výsledné množství uhlíku uloženého fotosyntézou v terestrickém ekosystému takřka stejné jako množství uvolněného uhlíku, který byl prodýchán organismy, ať již rostlinami či půdní respirací (Hutyra, 1995).

Oceánský cyklus uhlíku probíhá na hranici hladiny, kde se se setkává oceán s atmosférou. Oceán je velmi významný zásobník, co se do kapacity uchování uhlíku týče. Velkou roli zde hraje fytoplankton a zooplankton. Tyto organismy, jako jsou například dírkonožci (*Foraminifera*), váží uhlík do svých tkání a do schránek z CaCO₃. Proces vedoucí k uchování uhlíku v oceánu je biologická pumpa. To je proces, při kterém se organický materiál, ve kterém je uhlík uložen, dostává na dno oceánu do sedimentu. Podstata tohoto procesu je v promíchávání vrstev oceánu a gravitace (Post et al., 1990).

Růst koncentrace CO₂, jako skleníkového plynu s nejsilnějším radiačním účinkem, v atmosféře (Obrázek 3) přímo fyzikálním procesem ovlivňuje růst průměrné teploty Země. Při vyšší zátěži ekosystému suchem, extrémními teplotami a rostoucím využitím krajiny bude docházet k většímu narušování terestrického cyklu uhlíku. Díky stresu z vysoké teploty a sucha se zhoršuje stav vegetace, což povede ke snížené míře ukládání uhlíku v terestrickém ekosystému. Předpokládá se, že z důvodu narušení terestrického cyklu bude narušen i oceánský cyklus, který bude kompenzovat nárůst uhlíku uvolněného v terestrickém cyklu (Obrázek 3). To vše za působení zpětnovazebných systémů povede k růstu teploty, většímu suchu, větší nestabilitě prostředí, větší míře CO₂ v atmosféře a vyšší teplotě (Pang et al., 2013).



Obrázek 3 Graf vlevo ukazuje následný vývoj ukládání uhlíku v ekosystémech po narušení terestrického cyklu uhlíku. Následkem toho bude nárůst množství uhlíku, který bude podpořen nejenom emisemi, ale i respirací v atmosféře. Převzato od (Pang et al., 2013). Graf vpravo ukazuje rostoucí koncentrace CO_2 v atmosféře. Převzato z (https://www.esrl.noaa.gov/gmd/ccgg/trends/gl_full.html).

3.2. Rostoucí teplota a její vliv na fyziologický stav smrku ztepilého.

Rostoucí teplota je důsledek nárůstu koncentrací skleníkových plynů v atmosféře, snižováním albeda krajiny a urbanizací, jejímž projevem je zastavování krajiny materiály a objekty akumulujícími teplo jako jsou například města a infrastruktura. Během druhé poloviny dvacátého století vzrostla průměrná roční teplota ve střední Evropě o $0,4\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Brázdil et al., 1996). Nárůst průměrné roční teploty vede k destabilizaci ekosystému, což ovlivňuje všechny druhy v nich žijící. Některé druhy mohou být ovlivněny minimálně a mohou se případně na nové podmínky zprvu ontogeneticky aklimatizovat či evolučně adaptovat. Změna teploty ale může pro některé druhy vést k rozšíření či zúžení množství vhodných stanovišť. V krajní mezi, kdy druh není schopen se přizpůsobit, to může vést k extinkci ohroženého druhu, který se nedokáže efektivně adaptovat (Chevin et al., 2010). Růst průměrné roční teploty vede také k ovlivnění biorytmů živočichů a rostlin. U rostlin dochází ke změně fenologických fází, a to k dřívějšímu nástupu vegetačního období a k pozdějšímu nástupu dormance každým rokem. Během druhé poloviny dvacátého století byl tento trend změny fenologických fází sledován a vyhodnocován. Závěrem sledování bylo, že celkové vegetační období se během asi 30 let prodloužilo o téměř 11 dní (Menzel & Fabian, 1998).

Samotný růst teploty, bez zahrnutí dostupnosti vody nebo změn vlastností půdy, nemusí nutně znamenat negativní vliv na smrku. Vzdělání teploty může za určitých podmínek vést k zvýšení přírůstku biomasy smrku. Tento případ lze nalézt ve Finsku, kde provedli experimentální simulaci. Finsko můžeme rozdělit na severní a jižní část. Tyto dvě části se liší svojí průměrnou teplotou, která zde má různý vliv na roční přírůstek biomasy smrku. Průměrná roční teplota na počátku měření přírůstku biomasy dřeva byla stanovena na 3,8 °C pro jižní část a 0,6 °C pro část severní. Při těchto průměrných teplotách dochází k přírůstku biomasy v jižní části 5,4 m³/ha/rok a v severní části 1,2 m³/ha/rok. Ovšem při ročním nárůstu teploty o 0,04 °C se tyto hodnoty začnou měnit, a to především ve prospěch severní části. V jižní části zůstává přírůstek biomasy stále stejný, ale v severní části se přírůstek biomasy zvýší na 3,6 m³/ha/rok. Při ročním růstu teploty 0,08 °C dojde k zvýšení přírůstku biomasy v severní části až na 4,4 m³/ha/rok, kdežto v jižní části dojde k mírnému poklesu na 5,1 m³/ha/rok (Kellomäki & Kolström, 1994). Růst smrku je závislý na několika faktorech, krom průměrné roční teploty má zde vliv i množství srážek, nadmořské výšky nebo sucho. Podobný případ jako je z Finska, je v Norsku, kde jsou již tyto faktory zahrnuty. Opět je zde Norsko rozděleno do několika částí dle geografické polohy a nadmořské výšky. Vliv teploty na růst smrku je zde vidět ve dvou pohledech. První pohled souvisí s nadmořskou výškou, kde nad 500 m n. m. vyšší teplota v letních měsících pozitivně ovlivňuje růst smrku. Oproti tomu v nížinách vyšší teplota nemá na růst smrku téměř žádný velký efekt. Druhý vliv teploty je zahrnut z pohledu času, respektive v souvislosti s předešlými lety. Po dlouholetém vystavení smrku teplotám pod 12 °C v červnu dochází k pozitivní reakci na horké a suché léto, tedy růstu biomasy smrku, kdežto v případě dlouholetého vystavení teplotám nad 13 °C v červnu je reakce na vysokou teplotu negativní (Andreassen et al., 2006).

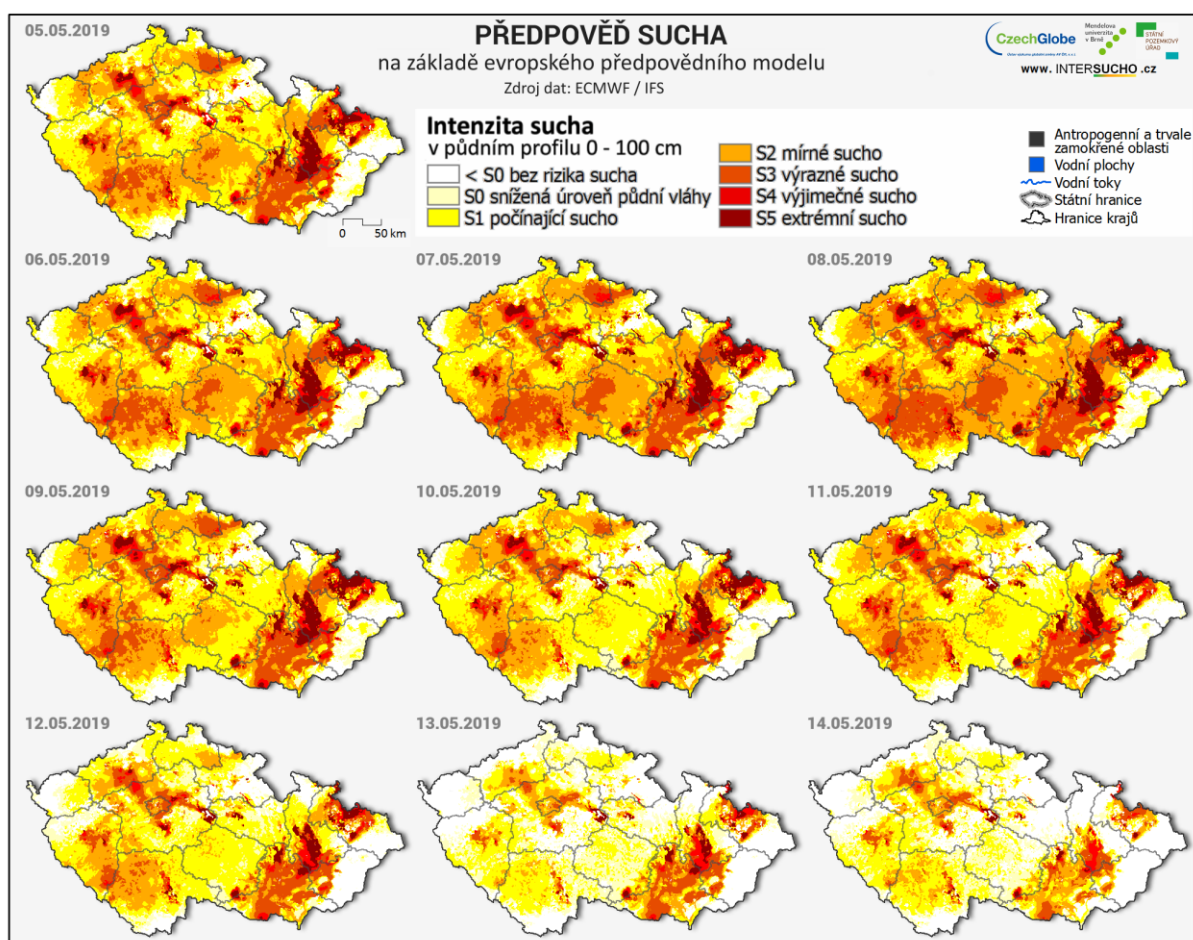
Je zde tedy patrná úzká souvislost mezi průměrnou teplotou během roku a délkou vegetačního období a obdobím nástupu smrku do dormance, nadmořskou výškou a růstem smrku. Souvislost mezi těmito faktory a růstem smrku byla pozorovaná v Tatrách. Je zde vidět pozitivní vliv vyšší teploty na růst smrku v různých jarních měsících v rozdílných nadmořských výškách. V nižších nadmořských výškách (cca 840-1100 m n. m.) vyšší teplota stimuluje růst smrku hlavně v březnu-dubnu, ve středních výškách (cca 1200 m n. m.) je stejný vliv vyšší teploty v dubnu a ve vyšších výškách cca (1450 m n. m.) až v červu-červenci. Rozdílný přírůstek biomasy smrku je důsledek pomalejšího nástupu vegetačního období a s ním je spojen nárůst teploty v důsledku klimatické změny vlivem rostoucí nadmořské výšky (Savva et al., 2006). Obdobná souvislost je patrná také

v polských nížinách, kde má opět vyšší teplota pozitivní vliv na růst na začátku vegetačního období v březnu (Koprowski & Zielski, 2006). Vliv teploty během vegetačního období se projevuje i během období dormance. V rámci měření přírůstků biomasy smrku v Alpách během dvacátého století došlo k několika ročním výkyvům, při kterých došlo ke snížení přírůstku biomasy důsledkem velmi nízkých teplot během zimních měsíců a předešlého nadprůměrného suchého a teplého léta (Rolland et al., 2000).

Reakce smrku na zvýšenou průměrnou teplotu a déletrvající vegetační období se pozitivně odráží na zvýšený růst biomasy. Vyšší teplota znamená dřívější nástup vegetačního období, zvýšení fotosyntetické aktivity a asimilace CO₂ smrkem (Savva et al., 2006). Teplota se jeví jako negativní faktor ve dvou souvislostech. První je velmi nízká teplota, která může způsobit embolii cévních svazků smrku (Rolland et al., 2000). Druhá souvislost, a patrně zásadnější, je vliv vysoké teploty v kombinaci s nízkými srážkami až s nedostatkem vody, tedy suchem.

3.3. Vliv sucha na fyziologický stav smrku ztepilého

Sucho a jeho vliv na ekosystém je problematika, jíž se zabývají různé odbory jako jsou například biologie, ekologie, ekonomie nebo agronomie. Vzhledem k charakteru práce bude pohled na problém sucha v souvislosti jeho vlivu na fyziologický stav smrku. Sucho má dva stěžejní faktory, a to jsou vysoká omezená dostupnost vody a teplota. Dostupnost vody ovlivňuje mnoho dalších faktorů, jako jsou například vlastnosti půdy, její schopnost vodu zadržovat či propouštět, geografická poloha nebo charakter srážek, jejich intenzita a distribuce během roku. Základní bilance množství dostupné vody je tvořena množstvím, které se do ekosystému dostane, a množstvím, které z ekosystému odejde. Z ekosystému se voda dostává například odtokem nebo evapotranspirací. Pokud v ekosystému převládá odtok vody nad jejím přítokem do něj, nastává sucho (Dracup et al., 1980). Podle prognóz vývoje sucha na území České republiky bude první polovina měsíce května, ač se jedná o jarní měsíc, a tedy o měsíc, kdy by měly být četné srážky, poměrně velmi suchý (Obrázek 4). Suchem je pochopitelně ovlivněna veškerá suchozemská fauna a flora, zejména pak druhy na sucho náchylné, mezi něž smrk ztepilý bez pochyb patří. Ve střední Evropě je stanovená spodní hranice množství srážek pro smrk 300 mm, a to za období květen-srpen. Vliv sucha na smrk je pozorovatelný ve snížení míry respirace, fotosyntetické aktivity a růstu (Schmidt-Vogt, 1977).



Obrázek 4 Tato mapa zobrazuje předpověď sucha na území České republiky v první polovině května 2019. Převzato z (<https://www.intersucho.cz/cz/predpoved/>).

Díky tomu, že smrk ztepilý je neopadavý druh, lze využít dlouhověkosti jeho jehlic k retrospektivní analýze, a tak hodnotit jeho zdravotní stav. Opadávání jehlic tak může být prvním viditelným příznakem vlivu sucha na smrk. Na opadávání jehlic u smrku mají velký vliv klimatické podmínky, které panují během letních měsíců vegetačního období. Pokud je léto velmi teplé a suché, dochází k opadu. Oproti tomu v případě chladného a vlhkého léta může dojít k zotavování a nahrazování ztracených jehlic nově rostoucími jehlicemi v následující sezóně. Pozorování změn v defoliaci bylo měřeno na základě množství propouštěného světla skrz korunu (Solberg, 2004). Smrk reaguje na nedostatek vody vizuálně dobře pozorovatelnou reakcí, a to opadem jehlic. Reakce, která nastává jako první, je snížená míra vodivosti průduchů a rychlost asimilace CO_2 . Následně pak dochází ke snížení vodního potenciálu v průduších jehlic. To vše se odehrává velmi rychle, řádově v minutách, v následujících dnech s pokračujícím suchem asimilace CO_2 a vodní potenciál průduchů dále klesá (Ditmarová et al., 2009). Snížená koncentrace CO_2 v intercelulárách jehlic důsledkem snížené vodivosti průduchů, vede k snížení míry jeho fixace v sekundární fázi fotosyntézy.

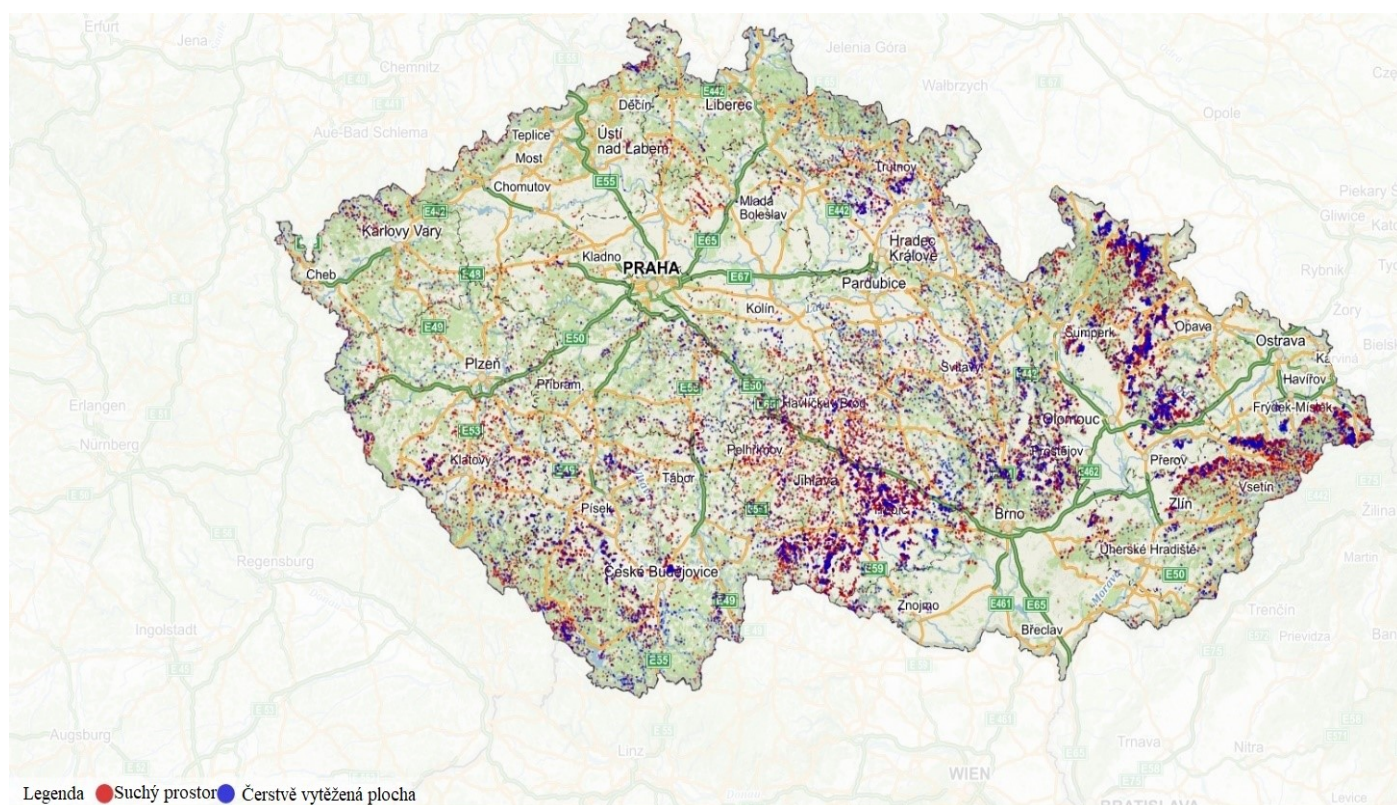
Tento jev můžeme vidět i u jiného jehličnatého druhu, například borovice kadidlové (*Pinus teada*). V případě borovice kadidlové dochází k redukci čisté fotosyntézy o téměř 40%, při poklesu vodního potenciálu vlivem sucha na hodnotu -1,6 MPa (Bongarten et al., 1987). Snížení efektivity fotosyntézy následně ovlivňuje samotný růst smrku.

Opadávání jehlic je pro smrk kvůli ztrátě fotosynteticky aktivní plochy negativním důsledkem, nicméně nemusí nutně vést přímo k úhynu stromu. Jiným významným jevem spojený se suchem je změna v produkci pryskyřice, která slouží jako ochrana proti patogenům, houbám či aktuální rozšířené hrozbě kůrovce (*Scolytinae*) (Whitehill et al., 2019). U mladých semenáčků smrku můžeme vidět příklad „trade-off“ v míře produkce pryskyřice. Při jejich vystavení suchu dochází k velké investici uhlíku do tvorby terpenů a pryskyřice a zvýšení jejich koncentrace až o 45 % v porovnání s dobře zavlažovanými jedinci. Zvýšená investice do syntézy sekundárních metabolitů je energeticky náročná a vede k výraznému zpomalení růstu biomasy (Turtola et al., 2003). Vysoká investice se ovšem mladým semenáčkům vyplatí, protože se tak můžou snadněji bránit napadení herbivory či patogeny a případným ztrátám způsobeným okusem (Coley et al., 1985).

Dalším druhem poškození stromu může být mechanické v rámci celého kmene, a to větrem kvůli častějším silným bouřím. Velkým vlivem na větší množství se ukázalo ve spojení se suchem, kdy vzorky stromů z východních suchých částí Švédska vykazovaly větší množství a velikost pryskyřičných kapes oproti vlhkým oblastem na západě (Temnerud, 1999). Během tohoto namáhání kmene stromu větrem dochází k vytváření pryskyřičných kapes v místě velkého napětí a poškozování cévních svazků. Tvorba pryskyřičných kapes ve spojení s mechanickým namáháním byla experimentálně ověřovaná na borovici lesní (*Pinus sylvestris*). Pětileté semenáčky borovice byly ohýbány o 30° oproti jejímu přirozenému rovnému růstu, a následně vráceny zpět do výchozí pozice během vegetačního období a během období dormance. Vznik poškození cévních svazků a vylití pryskyřice do místa poškození se projevilo v místě největší námahy ohybem (Temnerud et al., 1999). Při výzkumu ideálního zpracování dřeva smrku a získání tak nejlepší kvality dřeva ve Švédsku se došlo k závěru, že množství a velikost těchto pryskyřičných kapes se zvyšuje se vzrůstem a stářím smrku. Ve Švédsku bylo odebráno několik vzorků kmene stromů z pěti geograficky odlišných částí území. Největší a nejpočetnější pryskyřičné kapsy byly právě v nejstarších a nejširších částech kmene, tedy v jeho spodní části (Temnerud, 1999). Vysvětlením nárůstu velikosti a množství pryskyřičných kapes ve spodní části stromu vlivem sucha je pravděpodobně stáří jeho cévních svazků. Při vystavení smrku stresu suchem dojde k poklesu vodního potenciálu

v celé rostlině a k snížení tlaku vody v tracheidách. Pokles tlaku v tracheidách vede k vyšší mechanické námaze na ně, ve starších částech kmene jsou starší i tracheidy, které tento vyšší podtlak a námahe nevydrží a zkolabují. Kolaps tracheid vede následně k uvolnění pryskyřice do místa poškození (Seifert et al., 2010). Nízký tlak vody způsobený suchem ovlivňuje obranyschopnost smrku pomocí pryskyřice proti patogenům, především pak herbivorem, v dnešní době velmi diskutovaným kůrovcem (*Scolytinae*). Nízká dostupnost vody negativně ovlivňuje tlak v pryskyřičných kanálcích, a tak nedochází v případě napadení kůrovcem k efektivní reakci tohoto obraného mechanismu (Rosner & Hannrup, 2004).

Vliv sucha na smrk je tedy značný, dochází při něm k redukci asimilace CO₂, primární produkce a přírůstku biomasy (Bongarten et al., 1987; Ditmarová et al., 2009). Sucho má dále vliv na produkci a rozložení pryskyřice, která má obecně u jehličnanů funkci ochrany při poškození či napadení patogenem nebo herbivorem, což je dnes velmi dobře viditelné na probíhající kůrovcové kalamitě, která nabývá největších rozměrů po řadu desetiletí (Obrázek 5). Nicméně dále se jí v této práci nevěnuji, neboť je práce zaměřena na abiotické příčinné faktory poškození smrku.

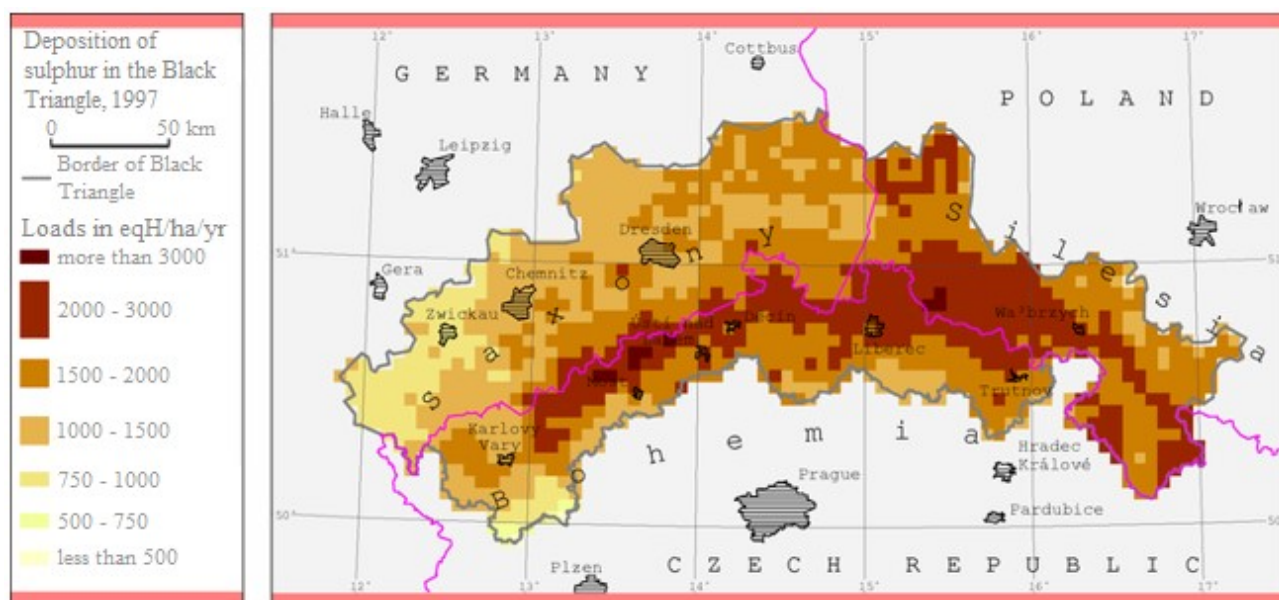


Obrázek 5 Mapa ploch suchých porostů napadených kůrovcem a čerstvě vytěžených ploch v září 2018. Období pořízení družicových snímků Planet a jejich analýza: září 2018. Převzato z <https://www.kurovcovamapa.cz/> Letecké snímky podkladové mapy jsou pořizovány v delším časovém období a nekorespondují s aktuálním stavem porostů.

3.4. Atmosférické znečištění

Zdrojem velkého atmosférického znečištění, vyjma přírodních události jako například erupce sopky, je lidská populace a její činnost. Markantními zdroji znečištění atmosféry člověkem je průmysl, těžba a doprava. Vlivem těchto antropogenních činností v atmosféře vzrostlo množství skleníkových plynů a plynů způsobující acidifikaci atmosféry a půdy, především SO_2 a NO_x (Helyar & Porter 1989).

Pojem, který má s atmosférickým znečištěním v Evropě nemalou souvislost je černý trojúhelník. Tento černý trojúhelník zahrnuje území severních Čech, jižního Saska a dolního Slezska, s rozlohou přes 32000 km^2 (Obrázek 6). Během druhé poloviny dvacátého století na tomto území došlo k masivní industrializaci spojené s těžbou hnědého uhlí s vysokým obsahem síry (Moldan & Schnoor, 1992) a budováním velkého počtu hnědouhelných elektráren. To vše vedlo k velkému nárůstu produkce spalín obsahující prachové částice, SO_2 a NO_x plyny v atmosféře. Zvýšení koncentrace těchto polutantů mělo za důsledek snížení zdravotní kondice flory a fauny na celém území černého trojúhelníku. Zlepšení celé této situace kolem černého trojúhelníku nastává až po roce 1989, kdy během devadesátých let dochází k úpravám výkonu elektráren, jejich zefektivnění a instalace filtrů, které zachytávají problematické produkty spalování hnědého uhlí (Blažková, 2012).



Obrázek 6 Mapa zobrazující roční depozici síry v rámci černého trojúhelníku. Upraveno dle (<https://www.eea.europa.eu/data-and-maps/figures/deposition-of-sulphur-in-the-black-triangle-1997>).

3.4.1. Vliv zvýšené koncentrace SO₂ na fyziologický stav smrku ztepilého

Síru smrk přirozeně absorbuje ve formě SO₄²⁻ kořenovým systémem. Následně dochází k redukci, až je nakonec síra asimilovaná ve formě například glutathionu ve starších jehlicích smrku (Schupp & Rennenberg, 1992). Získávání síry z půdy pomocí kořenů není jediný způsob, jak může smrk síru získat. Dalším způsob získání síry je využití SO₂ z atmosféry, který může být absorbován do smrku průduchy. Síra absorbovaná průduchy se opět ukládá do jehlic, absorpce ovšem probíhá všemi jehlicemi, tedy i těmi mladými. Mladé jehlice jsou náchylnější k vysokým koncentracím SO₂ a velmi rychle začnou vykazovat známky poškození. Největší poškození je na počátku vegetačního období, kdy jsou nově vyvinuté jehlice chvíli po vyrašení z pupene (Manninen & Huttunen, 2000). Velikou míru poškození vykazují tedy nově přirůstající jehlice, což je reálný problém pro semenáčky smrku. Hranice koncentrace SO₂, která je pro semenáček smrku bezpečná a neměla by tak způsobovat poškození jehlic, byla experimentálně testovaná v Británii na dvouletých semenáčcích a stanovena při koncentracích 6-8 ppm (Peace et al., 1995).

Poškození jehlic smrku SO₂ přímo závisí s jeho koncentrací v atmosféře, kdy při vyšších koncentracích dochází k jejich poškozování. Koncentrace SO₂ se během roku mění v závislosti s ročním období, nárůst koncentrace bývá zejména v zimních měsících, kdy dochází k větší poptávce po energii a teple člověkem. Smrk je během tohoto období zvýšené koncentrace SO₂ ovlivněn pouze velmi slabě, protože jeho průduchy jsou zavřené, případně otevřené velmi málo (Slovik et al., 1996). Díky otevřeným průduchům dochází k absorpci CO₂. Spolu s CO₂ se skrz průduchy do intercelulár absorbuje i SO₂, který ve vodném prostředí vytváří H₂SO₄, která je pro jehlice smrku toxická, proto dochází k její redukci na netoxické sloučeniny (Ziegler, 1975). Redukcí H₂SO₄ v buňkách na sloučeniny jako je například glutathion, dochází uvolňováním protonů k snižování pH v buňce. Hodnota pH je velmi zásadní pro fungování enzymatických procesů a fyziologických funkcí v jehlici. Acidifikace cytoplazmy buněk vede k poklesu míry fotosyntézy, která je pod úrovní pH 6,5 cytoplazmy v podstatě zanedbatelná (Pfanž & Heber, 1986; Ziegler, 1975). Obvyklým viditelným důsledkem zvýšené koncentrace SO₂ je opad jehlic a řidnutí koruny z důvodu akumulace velkého množství síry v jehlicích a poškozování buněk acidifikací (Slovik et al., 1996). Často je uváděno v souvislosti s SO₂ žloutnutí jehlic, to je ovšem důsledek především deficiencie Mg²⁺ a kyselých dešťů, které způsobují vymývání bazických kationtů z půdy (Köstner et al., 2004). Dalším negativním vlivem na jehlice smrku je napadení

herbivory, jako je například minující hmyz, který využívá stresového působení vyšší koncentrace SO_2 v atmosféře na zdravotní kondici smrku (Oksanen et al., 1996).

3.4.2. Vliv zvýšené koncentrace NO_x fyziologický stav smrku ztepilého

Na rozdíl od SO_2 , jehož zvýšená koncentrace v atmosféře byla způsobena převážně spalováním méně kvalitního hnědého uhlí, hlavní zdroj NO_x má původ především ve emisích spalovacích fosilních motorů. Tento problém se týká hlavně dieslových motorů, které spalují naftu za vysokých teplot za přísunu vzduchu, což vede k vysoké produkci NO_x (Ishii et al., 2001). Z toho vyplývá, že zvýšená koncentrace NO_x je v oblastech s hustou infrastrukturou.

Při zvýšených koncentracích NO_2 v atmosféře roste i míra jeho absorpce průduchy do prostoru jehlic. V apoplastu je vysoká koncentrace vodní páry, s níž NO_2 reaguje za vzniku kyseliny H_2NO_3 . Zvyšující se koncentrace dusičnanů vede ke zvýšení aktivity nitrát reduktázy redukující je na dusitany, které následně nitrit reduktáza redukuje na amonný kationt, který je zabudováván do aminokyselin (Heath, 1980; Thoene et al., 1991).

Jedním z prvních příznaků negativního vlivu zvýšené koncentrace NO_x vlivem husté dopravy je změna ve struktuře epikutikulárního vosku na jehlicích smrku. Testování změny ve struktuře epikutikulárního vosku probíhalo na počátku vegetačního období ve Finsku, kde sledovali změny ve třech pásmech s různou dopravní zátěží – dálnice, silnice a lesní cesta. Výsledkem bylo zjištění poškození a degradace epikutikulárního a epistomatálního vosku, a to ve větší míře u jednoletých jehlic, zjevně tedy jde o kumulativní negativní jev zvýšené koncentrace NO_x (Viskari, 2000). Dalším negativním vlivem zvýšené koncentrace NO_x bylo pozorováno na tylakoidech, na kterých je vlivem oxidační aktivity oxidů dusíku narušena iontová bilance a syntéza ATP (Wellburn et al., 1982). Tvorba kyseliny z NO_x vede ke snížení pH v apoplastu jehlice, poklesu efektivity fotosyntézy a transpirace (Heath, 1980). Vliv atmosférického znečištění a s ním spojená vyšší koncentrace SO_2 a NO_x má nepochybně negativní dopad na fyziologický stav smrku ztepilého. Ovlivňuje především negativně pH v buňkách, kde z důvodu vzniku kyselin v apoplastu a jejich následnou disociací vznikají H^+ ionty a snižují tak pH v cytoplazmě buněk.

3.5. Acidifikace půdy a její vliv na smrk ztepilý

Půda má mnoho důležitých vlastností jako je pH, propustnost vody nebo množství makroelementů a mikroelementů, které ovlivňují organismy, s tímto prostředím spjatý. V souvislosti se znečištěním atmosféry zde bude rozebrána acidifikace, tedy snížení pH, v půdě a její vliv na fyziologický stav smrku ztepilého. Vliv na pH půdy má koncentrace H^+ a OH^- . Pokud převažuje koncentrace H^+ začne pH klesat a půda tak okyselovat, pokud převažuje koncentrace OH^- , pH naopak stoupá a půda je pak bazická. Stav pH ovlivňuje fyziologické funkce rostlin, jejich pH se obvykle pohybuje kolem 6 (Raven & Smith, 1976). Nejvýznamnějším zdrojem H^+ v půdě je disociace kyselin jako například H_2CO_3 v rámci uhlíkového cyklu, dále pak disociace kyselin síry a dusíku, které mají původ v kyselých deštích (Helyar & Porter 1989). Dalším důvodem snižování pH půdy je chemické hnojení, které se provádí přidáváním amonných solí do půdy. Při aplikaci amonných hnojiv dochází opět k tvorbě kyselin a H^+ , a tak tedy acidifikaci půdy. Navíc se ukazuje, že dlouhodobá nitrifikace vede k snížení dostupnosti bazických kationtů v půdě. To se ukázalo ve Wisconsinu, kde po třicetiletém sledování vlivu nitrifikace došli k závěru, že acidifikace s ní spojená snižuje v dlouhodobém měřítku dostupnost bazických kationtů, jako jsou například Mg^{2+} a Ca^{2+} , které jsou z půdy vymývány (Barak et al., 1997).

Disociací H^+ z kyselin dochází k uvolňování bazických živin jako je například Mg^{2+} , Ca^{2+} nebo K^+ do půdy. Při nízkém pH dochází k vyplavení bazických kationtů v nadbytku, což v kombinaci s deštěm vede k odplavení těchto kationtů a následnému deficitu v místě vyplavení (Huete & Mc Coll, 1984). Jak již bylo zmíněno, velkou mírou se na acidifikaci podílí kyselý déšť. Déšť je přirozeně lehce kyselý s hodnotou 5,6 pH, což je vlivem reakce vody a CO_2 za vzniku slabé kyseliny H_2CO_3 . Velký vliv na pH zde mají polutanty vznikající antropogenní činností, tedy SO_2 a NO_x , které v reakci s vodní párou tvoří kyseliny H_2SO_4 a HNO_3 . Při vysokých koncentracích polutantů a tedy i kyselin v dešťových mracích může klesnout pH na hodnoty 4,4 a nižší (Wellburn et al., 1982).

Vliv acidifikace půdy na smrk se projevuje na místě jeho kontaktu s půdou, tedy na kořenovém systému. Příklad vlivu acidifikace půdy na kořenový systém smrku byl zkoumán v Německu. Zde se zaměřili na hustotu kořenového vlášení v humusovém a minerálním půdním horizontu do 40 cm. Měření proběhlo na čtyřech stanovištích sestupně dle kyselosti půdy-Harz, Fichtelgebirge, Barbis, a Ebergötzen. V humusovém horizontu na stanovišti Harz bylo naměřeno pH 3,6, na stanovišti Ebergötzen bylo naměřeno pH 4,7. Na stanovišti Harz

byla naměřena téměř dvojnásobná hustota kořenového vlášení v humusové vrstvě oproti stanovišti Ebergötzen. Téměř dvojnásobná hodnota byla naměřena i v míře obnovování kořenového vlášení na stanovišti Harz oproti Ebergötzen. Naopak při měření dostupnosti bazických kationtů byla naměřena jejich dostupnost podstatně vyšší na stanovišti Ebergötzen (Godbold et al., 2003). Zvýšená hustota kořenového vlášení v horní vrstvě humusu kvůli vyšší acidifikaci půdy má dvě příčiny. První příčina je nutná rychlejší obnova kořenového vlášení, které je při vyšším pH vystaveno vyšší zátěži na udržení správné funkce. Druhým důvodem je pak nízká koncentrace bazických kationtů, které jsou z půdy vyplavovány, a je tak nutná vyšší hustota kořenového vlášení pro jejich získání (Godbold et al., 2003; Huete & Mc Coll, 1984). Nedostatek bazických kationtů v půdě vede k jejich deficienci i ve smrku. Můžeme pak pozorovat žloutnutí a následný opad jehlic, což je projev spojený s deficiencí Mg^{2+} . To bylo ověřeno na Šumavě, kde aplikovali hnojivo, které obsahovalo Mg^{2+} . Po aplikaci hnojiva bylo pozorováno zastavení žloutnutí jehlic a jejich regenerace (Vacek et al., 2006). Opad jehlic v důsledku deficitu bazických kationtů a jejich následný rozklad vede k pozitivní zpětné vazbě. Opadané jehlice, spolu s ostatním organickým materiálem, jsou rozkládány například houbami. Tyto houby pak produkují organické kyseliny jako je například kyselina šťavelová $C_2H_2O_4$. Produkce kyselin vede k vyšší acidifikaci půdy, ta vede k vyššímu uvolňování bazických kationtů a jejich odplav pryč z prostředí, následně jejich vyšší deficit v prostředí a opad jehlic deficitem způsobený (Huete & Mc Coll, 1984; Pallant & Riha, 1990; Vacek et al., 2006).

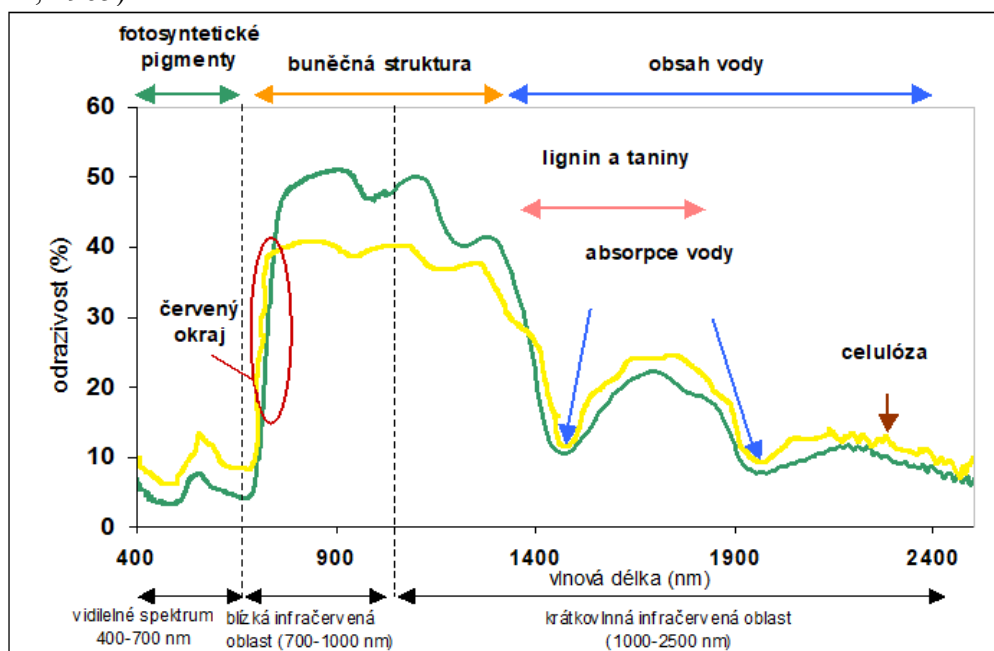
Vliv acidifikace půdy se tedy projevuje zejména deficitem bazických kationtů v půdě způsobené uvolňováním H^+ , který disociuje z kyselin dostávajících se do půdy a jsou následně odplavovány z prostředí (Huete & Mc Coll, 1984). Deficit kationtů vede k narušování fyziologických funkcí smrku, projevující se například žloutnutím a opadem jehlic (Vacek et al., 2006).

4. Dálkový průzkum Země a jeho využití pro hodnocení fyziologického stavu smrku ztepilého

Dálkový průzkum Země je obor zabývající se pořizováním leteckých nebo satelitních snímků, díky nimž se dají tvořit topografické a tematické mapy, například fyziologického stavu smrku odvozeného od obsahu chlorofylu v jehlicích (Mišurec et al 2012). Pořizování snímků je prováděno na základě zaznamenání odrazu elektromagnetického záření od povrchu Země, a to v rozsahu přibližně 400-2500 nm podle použitého senzoru. Při dopadu záření na

list dochází k částečnému pohlcení, absorpci a částečnému odražení záření o různých vlnových délkách zpět, tento odraz je následně zachycován senzory. Zdrojem elektromagnetického záření je Slunce, proto dochází ke komplikacím během měření při špatných atmosférických podmínkách, jako je například vysoká oblačnost. Snímání může probíhat na několika úrovních, a to na úrovni porostu, korun stromů a na úrovni listu (Albrechtová et al., 2017).

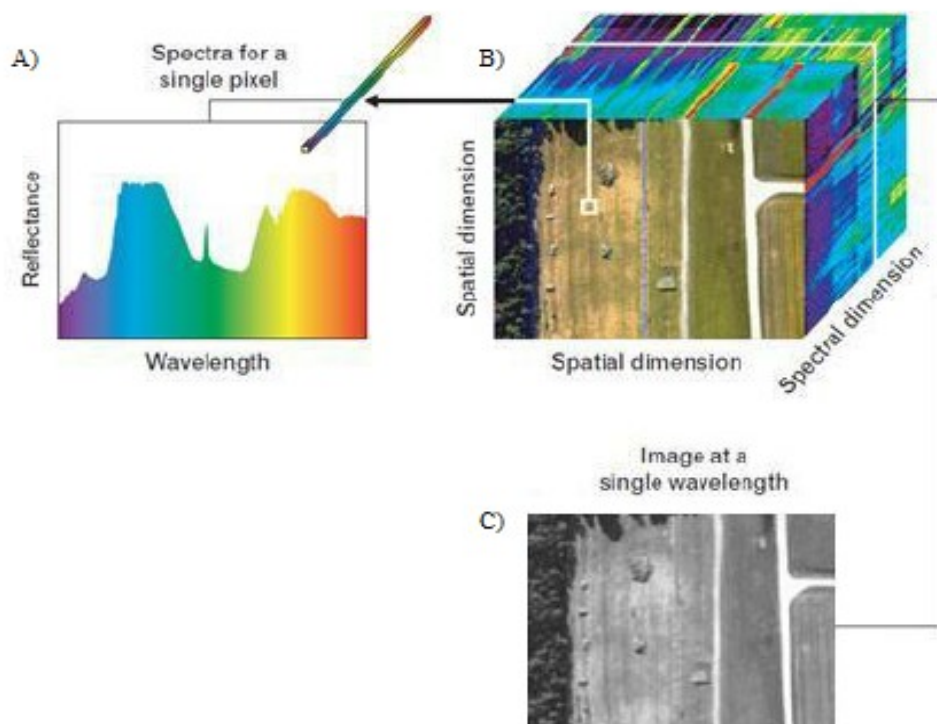
Při dopadu elektromagnetického záření na list dochází k jeho interakci s povrchovými buňkami epidermis a následně s buňkami mezofylu, organelami a mezibuněčnými prostory, kde je vysoká koncentrace vodní páry. Strukturní a další biochemické složky v listu mají různou míru absorpce záření o různých vlnových délkách (Obrázek 7), což lze po normalizaci k bílému referenčnímu panelu znázornit reflektanční křivkou. Například chlorofyl má absorpční maxima v modré a červené části viditelného spektra, tedy 445 nm a 645 nm, což se projeví na nízkém odrazu záření v této části spektra (Obrázek 7). Pro hodnocení fyziologického stavu vegetace je na křivce odrazivosti důležitá i oblast červeného okraje (700-750 nm), který indikuje změnu obsahu chlorofylu a fyziologického stavu listu či jehlice. Pokud dojde k zhoršení fyziologického stavu listoví na základě poklesu obsahu chlorofylu a dalších biochemických a strukturních změn, je možné detekovat na změně tvaru reflektanční křivky a změně hodnot odrazivosti v určitých částech elektromagnetického spektra, vychýlení křivky (Obrázek 7), signalizuje právě to poškození a špatnou zdravotní kondici listu (Gates et al., 1965).



Obrázek 7 Graf zobrazující křivku odrazivosti elektromagnetického záření listem. Odráživost je ovlivněna biochemickými složkami, jako jsou fotosyntetické pigmenty, dále buněčnou strukturou nebo obsahem vody. Je zde zobrazen červený okraj, který slouží k hodnocení zdravotního stavu listu. Zelená křivka zobrazuje odrazivost zdravého listu, žlutá křivka pak odrazivost listu poškozeného. Zdroj: poskytnuto konzultantkou prof. Albrechtovou, upraveno z (Gates et al., 1965).

4.1. Multispektrální a hyperspektrální metoda snímání

Zásadní rozdíl mezi multispektrální a hyperspektrální metodou je ve spektrálním rozlišení dat, které se snímáním povrchu získají. Multispektrální data se vyznačují menším rozlišením, protože získaná data se skládají z několika širokých spektrálních intervalů, o šířce desítky až stovky nanometrů, které na sebe navzájem nenavazují. Hyperspektrální metoda je pro sledování fyziologického stavu vegetace mnohem efektivnější, protože takto získaná data se skládají z velkého počtu spektrálních pásem o užším rozpětí cca 3-15 nm, které na sebe plynule navazují (Albrechtová et al., 2017). Jedním z projektů využívající multispektrální snímání povrchu je soubor družic Landsat. Tento projekt byl spuštěn roku 1972 agenturou NASA, do dnešní doby ho tvořilo celkem 8 družic, které byly postupem doby modernizovány a vybavovány kvalitnějšími měřicími přístroji. Pro srovnání Landsat 1 byl vybaven multispektrálním snímačem o prostorovém rozlišení 80 m, aktuálně nejnovější družice Landsat 8 je vybavena multispektrálním snímačem s prostorovým rozlišením 30 m.



Obrázek 8 Schéma hyperspektrální kostky A) nasnímané spektrum odrazivosti jednoho pixelu; B) hyperspektrální kostka jako výsledná vizualizace hyperspektrálního snímání; C) příklad stejného snímku s hodnotami odrazivosti jedné vlnové délky ve šedé škále pro jednu vlnovou délku Upraveno dle (Sepehrband et al., 2011).

Tento nepřetržitý proces snímání a mapování celého povrchu Země umožňuje sledovat historický vývoj různých událostí jako je například změna ve využití krajiny nebo fyziologický stav vegetace (Tucker et al., 2013). Příkladem hyperspektrálních senzorů používaných v Evropě pro letecké snímání jsou senzory ASAS a APEX. Senzor ASAS je

starším typem, který dokáže snímat 62 spektrálních pásem s šířkou jednoho pásma 10 nm o spektrálním rozsahu 410-1013 nm elektromagnetického záření. Senzor APEX je modernější senzor s vyšším rozlišením. APEX dokáže snímat 286 spektrálních pásem o šířce jednoho pásma 7 nm o spektrálním rozsahu 433-2450 nm elektro-magnetického záření (Albrechtová et al 2017; Zemek et al 2014). Vizualizace nasnímaných dat je formou takzvaných „hyperspektrálních kostek“, kdy jednomu pixelu odpovídá celé měřitelné spektrum senzorem (Obrázek 8) (Sepehrband et al., 2011).

4.2. Využití dálkového průzkumu pro sledování fyziologického stavu smrku v ČR

Příkladem využití dálkového průzkumu Země může být jeho využití pro monitoring fyziologického stavu smrku ztepilého v oblasti Krušných hor a Sokolovska, které byly součástí černého trojúhelníku. Na Sokolovsku probíhala masivní těžba hnědého uhlí s vysokou koncentrací síry 1-15 % (Moldan & Schnoor 1992), které bylo následně spalováno v početných okolních elektrárnách. Důsledek těžby a spalování hnědého uhlí byla acidifikace půdy, která se projevila v nízké koncentraci bazických kationtů, což ovlivňovalo fyziologický stav smrku. V letech 2009 a 2010 zde probíhalo hyperspektrální snímkování, které se zaměřilo na odhad obsahu chlorofylu a karotenoidů ze spektrálních dat. Pigmenty byly stanoveny biochemicky, a podle jejich obsahu a tzv. vegetačních indexů byl vyhodnocen stav stromů, jejich vysoká koncentrace v jehlicích se stanovila jako důkaz dobrého zdravotního stavu smrku. Měření odrazivosti porostu probíhalo současně s měřením geochemických vlastností půdy a výsledkem bylo prokázání využitelnosti hyperspektrálního snímku jako efektivní metodu pro zjišťování špatného zdravotního stavu smrku dřív, než se vizuálně projeví například opadem či žloutnutím jehlic (Kopačková et al., 2014). Jiná studie se zaměřila na oblast západních a středních Krušných hor z pohledu vývoje a regenerace fyziologického stavu smrku ztepilého. Autoři využili dlouhodobého monitorování oblasti multispektrálním snímkováním družic Landsat v kombinaci s hyperspektrálním leteckým snímkováním senzorem ASAS a následně APEX. Na základě multispektrálního snímkování se z důvodu menšího rozlišení mohlo určit pouze, jestli je les zdravý, poškozený nebo zničený. Z tohoto důvodu byly údaje ze sensoru Landsat použity v kombinaci s hyperspektrálním snímkováním, aby se dosáhlo jemnější škály stupňů poškození smrku a bylo umožněno odhalení časnějších stádií poškození. Výsledkem bylo porovnání naměřených hodnot vybraných vegetačních indexů v roce 1998, kdy byla situace černého trojúhelníku kritická a docházelo k aplikaci opatření proti znečištění ovzduší, a v roce 2013 pro zjištění reakce fyziologického stavu smrku. Ve středních Krušných horách bylo zjištěno podstatné

zlepšení fyziologického stavu smrku ztepilého, oproti tomu v západních Krušných horách k zlepšení situace nedošlo (Mišurec et al., 2016). Jiným příkladem pro využití dálkového průzkumu může být práce zabývající se fyziologickým stavem smrku v rozdílných nadmořských výškách Krušných hor. Opět zde došlo ke kombinaci multispektrálního snímání z družice Landsat a následnému hyperspektrálnímu snímkování pomocí ASAS. Pomocí kombinace těchto dvou metod došli autoři k závěru, že vliv na fyziologický stav znečištěním má i nadmořská výška. Smrky ztepilé v nižších polohách Krušných hor (cca 600-800 m n. m.) projevovaly vyšší míru poškození a úbytek jehlic oproti výše položeným (cca 800-1000 m n. m.) smrkům. Důvodem je pravděpodobně delší doba vystavení polutantů v nižších oblastech ve spojení s častými inverzemi (Entcheva Campbell et al., 2004).

Dálkový průzkum Země je velmi efektivní metoda využívající specifickou absorpci záření různých látek, jako jsou například chlorofyl nebo karotenoidy, pro monitorování fyziologického stavu vegetace (Kopačková et al., 2014). Díky této metodě je možné odhalit špatný nebo horší fyziologický stav vegetace, například smrku, dříve, než se vizuálně projeví, a udělat tak opatření vedoucí k nápravě situace (Entcheva Campbell et al., 2004; Kopačková et al., 2014; Mišurec et al., 2016).

5. Závěr

Tato práce shrnuje základní charakteristiku smrku ztepilého a jeho rozšíření v Evropě z historického a aktuálního pohledu. Jsou zde popsány příčiny a důsledky vybraných abiotických stresových faktorů prostředí, jako je vysoká teplota, sucho, atmosférické znečištění a acidifikace půdy. Tyto stresové faktory účinkují negativně na fyziologický stav smrku ztepilého, což se projevilo například v oblasti Krušných hor, které byly v rámci Černého trojúhelníku během druhé poloviny dvacátého století vystaveny vysokému znečištění atmosféry kyselými polutanty, především SO_x. Fyziologický stav smrku lze monitorovat pomocí dálkového průzkumu Země, jehož základní metody jsou zde také uvedeny. Využití dálkového průzkumu Země se ukazuje jako velmi efektivní metoda, pomocí níž je možné dobře a v poměrně krátké době získat přehled o fyziologickém stavu smrku ztepilého, nejen na území České republiky. Přehled o aktuálním fyziologickém stavu smrku ztepilého je a bude velmi důležitá informace umožňující monitorovat jeho reakci na momentálně probíhající změnu klimatu, při níž dochází k zvyšování průměrných teplot a vyšší míře sucha, které na fyziologický stav smrku působí negativně. Při působení negativních v práci uvedených abiotických stresových faktorů, dochází k oslabování míry obranyschopnosti smrku proti

patogenům a herbivorem, což může být dobře pozorovatelné na aktuální kůrovcové kalamitě na mnoha místech České republiky. Z dosavadního vývoje stavu smrkových porostů a jejich velkoplošného odumírání dojde pravděpodobně k ustoupení od vysazování rozsáhlých smrkových monokultur, kdy bude smrk nahrazován jinými dřevinami s podobnými technickými vlastnostmi dřeva, jako má smrk ztepilý, ale více odolnou proti probíhajícím klimatickým změnám. Nicméně takovéto experimenty již proběhly například v případě Krušných hor, kdy se rozhodlo k výsadbám smrku pichlavého (*Pice pungens*), který je původem ze Severní Ameriky a byl předpokládáně odolnější vůči atmosférickému znečištění. Nicméně to se neprokázalo, jak ukazují vědecké studie například (Soukupová et al., 2001), i současný problém velkoplošného napadení smrku pichlavého kloubnatkou smrkovou (*Gemmamyces piceae*) s velkou pravděpodobností, ale budou monokultury nahrazeny jinou alternativou, a to jsou smíšené lesy s převažujícím zastoupením buku.

6. Použitá literatura a internetové zdroje

6.1. Literatura

- Albrechtová, J., Kupková, L., & Campbell, P. K. E. (2017). *Metody hodnocení fyziologického stavu smrkových porostů: případové studie sledování vývoje stavu smrkových porostů v Krušných horách v letech 1998-2013*. Praha: Česká geografická společnost.
- Andreassen, K., Solberg, S., Tveito, O. E., & Lystad, S. L. (2006). Regional differences in climatic responses of Norway spruce (*Picea abies* L. Karst) growth in Norway. *Forest Ecology and Management*, 222(1–3), 211–221.
- Barak, P., Jobe, B. O., Krueger, A. R., Peterson, L. A., & Laird, D. A. (1997). Effects of long-term soil acidification due to nitrogen fertilizer inputs in Wisconsin. *Plant and Soil*, 197(1), 61–69.
- Bennett, K. D., Tzedakis, P. C., & Willis, K. J. (2006). Quaternary Refugia of North European Trees. *Journal of Biogeography*, 18(1), 103.
- Blažková, M. (2012). Black Triangle — The Most Polluted Part of Central Europe. *Regional Approaches to Water Pollution in the Environment*, 227–249.
- Bongarten, B. C., Cregg, B. M., Dougherty, P. M., & Hennessey, T. C. (1987). Physiology and genetics of tree growth response to moisture and temperature stress: an examination of the characteristics of loblolly pine (*Pinus taeda* L.). *Tree Physiology*, 61, 41–61.
- Brázdil, R., Budíková, M., Auer, I., Bohm, R., Cegnar, T., Faško, P., ... Weber, R. O. (1996). Trends of Maximum and Minimum Daily Temperatures in Central and Southeastern Europe. *International Journal of Climatology*, 16(7), 765–782.
- Chevin, L. M., Lande, R., & Mace, G. M. (2010). Adaptation, plasticity, and extinction in a changing environment: Towards a predictive theory. *PLoS Biology*, 8(4).
- Coley, P. D., Bryant, J. P., & Chapin, F. S. (1985). Resource availability defense. *Science*, 230(4728), 895–899.
- Ditmarová, L., Kurjak, D., Palmroth, S., Kmet', J., & Střelcová, K. (2009). Physiological responses of Norway spruce (*Picea abies*) seedlings to drought stress. *Tree Physiology*, 30(2), 205–213.
- Dracup, J. A., Lee, K. S., & Paulson Jr, E. G. (1980). On the definition of droughts. *Water Resources Research*, 16(2), 287–302.
- Eichhorn, J., Roskams, P., Ferretti, M., Mues, V., Szepesi, A., & Durrant, D. (2010). Visual assessment of crown condition and damaging agents. Manual Part IV. *Manual on methods and criteria for harmonized sampling, assessment, monitoring and analysis of the effects of air pollution on forests*, 49.
- Entcheva Campbell, P. K., Rock, B. N., Martin, M. E., Neefus, C. D., Irons, J. R., Middleton, E. M., & Albrechtová, J. (2004). Detection of initial damage in Norway spruce canopies using hyperspectral airborne data. *International Journal of Remote Sensing*, 25(24), 5557–5583.
- Gates, D. M., Keegan, H. J., Schleter, J. C., & Weidner, V. R. (1965). Spectral properties of plants. *Applied Optics*, 4(1), 11–20.

- Godbold, D. L., Fritz, H.-W., Jentschke, G., Meesenburg, H., & Rademacher, P. (2003). Root turnover and root necromass accumulation of Norway spruce (*Picea abies*) are affected by soil acidity. *Tree Physiology*, 23(13), 915–921.
- Heath, R. L. (1980). Initial Events in Injury to Plants by Air Pollutants. *Annual Review of Plant Physiology*, 31(1), 395–431.
- Huete, A. R., & Mc Coll, J. G. (1984). Soil Cation Leaching by “Acid Rain” with Varying Nitrate-to-Sulfate Ratios. *Journal of Environment Quality*, 13(3), 366.
- Hutyra, L. (1995). Terrestrial Ecosystems & the Carbon Cycle. *Global Change Biology*, 1(12), 77–91.
- Ishii, H., Goto, Y., Odaka, M., Kazakov, A., & Foster, D. E. (2001). Comparison of Numerical Results and Experimental Data on Emission Production Processes in a Diesel Engine. *SAE Technical Paper Series*, 1(724).
- Kellomäki, S., & Kolström, M. (1994). The influence of climate change on the productivity of Scots pine, Norway spruce, Pendula birch and Pubescent birch in southern and northern Finland. *Forest Ecology and Management*, 65(2–3), 201–217.
- Kopačková, V., Mišurec, J., Lhotáková, Z., Oulehle, F., & Albrechtová, J. (2014). Using multi-date high spectral resolution data to assess the physiological status of macroscopically undamaged foliage on a regional scale. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, 27(PARTB), 169–186.
- Koprowski, M., & Zielski, A. (2006). Dendrochronology of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) from two range centres in lowland Poland. *Trees - Structure and Function*, 20(3), 383–390.
- Köstner, B., Czygan, F.-C., & Lange, O. L. (2004). An analysis of needle yellowing in healthy and chlorotic Norway spruce (*Picea abies*) in a forest decline area of the Fichtelgebirge (N.E. Bavaria). *Trees*, 4(2), 55–67.
- Lagercrantz, U., & Ryman, N. (2006). Genetic Structure of Norway Spruce (*Picea abies*): Concordance of Morphological and Allozymic Variation. *Evolution*, 44(1), 38.
- Lehsten, D., Dullinger, S., Hülber, K., Schurgers, G., Cheddadi, R., Laborde, H., Sykes, M. T. (2014). Modelling the Holocene migrational dynamics of *Fagus sylvatica* L. and *Picea abies* (L.) H. Karst. *Global Ecology and Biogeography*, 23(6), 658–668.
- M.Post, W., Peng, tT. H., Emanuel, W. R., King, A. W., Dale, V. H., & DeAngelis, D. L. (1990). The global carbon cycle. *American Scientist*, 78(4), 310–326.
- Manninen, S., & Huttunen, S. (2000). Response of needle sulphur and nitrogen concentrations of Scots pine versus Norway spruce to SO₂ and NO₂. *Environmental Pollution*, 107(3), 421–436.
- Menzel, A., & Fabian, P. (1998). Growing season extended in Europe. *Nature*, 397(6721), 1996.
- Mišurec, J., Kopačková, V., Lhotáková, Z., Campbell, P., & Albrechtová, J. (2016). Detection of spatio-temporal changes of Norway spruce forest stands in ore mountains using landsat time series and airborne hyperspectral imagery. *Remote Sensing*, 8(2).

- Oksanen, J., Holopainen, J. K., Nerg, A., & Holopainen, T. (1996). Levels of damage of Scots pine and Norway spruce caused by needle miners along a so₂ gradient. *Ecography*, 19(3), 229–236.
- Oleksyn, J., Tjoelker, M. G., & Karolewski, P. (1998). Growth and physiology of *Picea abies* populations from elevational transects: common garden evidence for altitudinal ecotypes and cold adaptation. *Functional Ecology*, 12(4), 573–590.
- Pallant, E., & Riha, S. J. (1990). Surface Soil Acidification under Red Pine and Norway Spruce. *Soil Science Society of America Journal*, 54(April), 1124–1130.
- Pang, X., Panee, J., Liu, X., Berry, M. J., Chang, S. L., & Chang, L. (2013). Regional variations of antioxidant capacity and oxidative stress responses in HIV-1 transgenic rats with and without methamphetamine administration. *Journal of Neuroimmune Pharmacology*, 8(3), 691–704.
- Peace, E. A., Lea, P. J., & Darrall, N. M. (1995). The effect of open-air fumigation with SO₂ and O₃ on carbohydrate metabolism in Scots pine (*Pinus sylvestris*) and Norway spruce (*Picea abies*). *Plant, Cell & Environment*, 18(3), 277–283.
- Pfanz, H., & Heber, U. (1986). Buffer Capacities of Leaves, Leaf Cells, and Leaf Cell Organelles in Relation to Fluxes of Potentially Acidic Gases. *Plant Physiology*, 81(2), 597–602.
- Raven, J. A., & Smith, F. A. (1976). Nitrogen assimilation and transport in vascular land plants in relation to intracellular pH regulation. *New Phytologist*, 76(3), 415–431.
- Rolland, C., Desplanque, C., Michalet, R., & Schweingruber, F. H. (2000). Extreme Tree Rings in Spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) and Fir (*Abies alba* Mill.) Stands in Relation to Climate, Site, and Space in the Southern French and Italian Alps. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 32(1), 1.
- Rosner, S., & Hannrup, B. (2004). Resin canal traits relevant for constitutive resistance of Norway spruce against bark beetles: Environmental and genetic variability. *Forest Ecology and Management*, 200(1–3), 77–87.
- Savva, Y., Oleksyn, J., Reich, P. B., Tjoelker, M. G., Vaganov, E. A., & Modrzynski, J. (2006). Interannual growth response of Norway spruce to climate along an altitudinal gradient in the Tatra Mountains, Poland. *Trees - Structure and Function*, 20(6), 735–746.
- Schupp, R., & Rennenberg, H. (1992). Changes in Sulfur Metabolism During Needle Development of Norway Spruce. *Botanica Acta*, 105(3), 180–189.
- Seifert, T., Breibeck, J., Seifert, S., & Biber, P. (2010). Resin pocket occurrence in Norway spruce depending on tree and climate variables. *Forest Ecology and Management*, 260(3), 302–312.
- Sepehrband, F., Ghamisi, P., & Mohammadzadeh, A. (2011). Efficient Adaptive Lossless Compression of Hyperspectral Data using Enhanced DPCM. *International Journal Of*, 35(4), 6–11. Retrieved from
- Soukupová, J., Rock, B. N., & Albrechtová, J. (2001). Comparative study of two spruce species in a polluted mountainous region. *New Phytologist*, 150(1), 133–145.
- Slovik, S., Siegmund, A., Fuhrer, H. W., & Heber, U. (1996). Stomatal uptake of SO₂, NO_x and O₃ by spruce crowns (*Picea abies*) and canopy damage in Central Europe. *New Phytologist*, 132(4), 661–676.

- Solberg, S. (2004). Summer drought: A driver for crown condition and mortality of Norway spruce in Norway. *Forest Pathology*, 34(2), 93–104.
- Taberlet, P., Fumagalli, L., Wust-Saucy, A.-G., & Cosson, J.-F. (2008). Comparative phylogeography and postglacial colonization. *Molecular Ecology*, 7, 453–464.
- Temnerud, E. (1999). The occurrence of resin pockets in sawlog populations of *Picea abies* [L.] Karst. from five geographic regions in Sweden. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 14(2), 143–155.
- Temnerud, E., Valinger, E., & Sundberg, B. (1999). Induction of Resin Pockets in Seedlings of *Pinus sylvestris* L. by Mechanical Bending Stress during Growth. *Holzforschung*, 53(4), 386–390.
- Thoene, B., Schröder, P., Papen, H., Egger, A., & Rennenberg, H. (1991). Absorption of atmospheric NO₂ by spruce (*Picea abies* L. Karst.) trees: I. NO₂ influx and its correlation with nitrate reduction. *New Phytologist*, 117(4), 575–585.
- Tollefsrud, M. M., Kissling, R., Gugerli, F., Johnsen, Ø., Skrøppa, T., Cheddadi, R., ... Sperisen, C. (2008). Genetic consequences of glacial survival and postglacial colonization in Norway spruce: Combined analysis of mitochondrial DNA and fossil pollen. *Molecular Ecology*, 17(18), 4134–4150.
- Tucker, C. J., Grant, D. M., & Dykstra, J. D. (2013). NASA's Global Orthorectified Landsat Data Set. *Photogrammetric Engineering & Remote Sensing*, 70(3), 313–322.
- Turtola, S., Manninen, A. M., Rikala, R., & Kainulainen, P. (2003). Drought stress alters the concentration of wood terpenoids in Scots pine and Norway spruce seedlings. *Journal of Chemical Ecology*, 29(9), 1981–1995.
- Vacek, S., Podrázský, V., Hejčman, M., & Remeš, J. (2006). Effect of Mg fertilization on yellowing disease of Norway spruce at higher elevations of the Šumava Mts., Czech Republic. *Journal of Forest Science*, 52(10), 474–481.
- Viskari, E. L. (2000). Epicuticular wax of Norway spruce needles as indicator of traffic pollutant deposition. *Water, Air, & Soil Pollution*, 121(1), 327–337.
- Vitousek, P. (1994). Beyond Global Warming: Ecology and Global Change. *Ecology*, 75(7), 1861–1876.
- Wellburn, A. R., Majernik, O., & Wellburn, F. A. M. (1982). Effects of SO₂ and NO₂ polluted air upon the ultrastructure of chloroplasts. *Environmental Pollution (1970)*, 3(1), 37–49.
- Whitehill, J. G. A., Yuen, M. M. S., Henderson, H., Madilao, L., Kshatriya, K., Bryan, J., ... Bohlmann, J. (2019). Functions of stone cells and oleoresin terpenes in the conifer defense syndrome. *New Phytologist*, 221(3), 1503–1517.
- Yokoyama, Y., Lambeck, K., De Deckker, P., Johnston, P., & Fifield, L. K. (2000). Timing of the Last Glacial Maximum from observed sea-level minima. *Nature*, 406(6797), 713–716.
- Ziegler, I. (1975). The effect of SO₂ pollution on plant metabolism. *Residue Reviews*, 79–105.

6.2. Sekundární citace

Schmidt-Vogt H (1977) *Die Fichte*. Verlag Paul Parey, Hamburg, Germany.– Citováno z (Tollefsrud et al., 2008)

6.3. Internetové zdroje

<https://www.eea.europa.eu/data-and-maps/figures/deposition-of-sulphur-in-the-black-triangle-1997>

https://www.esrl.noaa.gov/gmd/ccgg/trends/g1_full.html

<https://www.intersucho.cz/cz/predpoved/>

<https://www.kurovcovamapa.cz/>